Acta Œcologica
Œcol. Plant., 1983, Vol. 4 (18), n° 2, p. 165-169.

Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie

T. Blaise et J. Garbaye

Centre National de Recherches Forestières, Champenoux, 54280 Seichamps (France)

RÉSUMÉ

Cinq types morphologiques différents d'ectomycorhizes ont été dénombrés dans trois traitements (témoin, Ca et NPKCa) d'un essai de fertilisation d'hêtraie adulte sur sol acide à moder. Neuf ans après la fertilisation, les transformations les plus profondes du système racinaire et de la mycorhization ont été observées à la suite du traitement complet NPKCa, qui s'est par ailleurs révélé être le plus efficace sur la croissance du peuplement. Les racines fines sont toutes mycorhizées, mais par rapport au traitement témoin, leur nombre total par mètre carré est réduit de moitié, et les mycorhizes à mycélium externe abondant sont en partie remplacées par des mycorhizes lisses. Ces résultats suggèrent que l'augmentation de la richesse minérale du sol due à la fertilisation entraîne une réduction de la densité d'exploration du sol par les racines et les mycorhizes.

MOTS-CLÉS : *Fertilisation* - *Ectomycorhizes* - Fagus silvatica.

SUMMARY

Five different morphological types of ectomycorrhizae have been counted in three treatments (control, Ca, and NPKCa) of a fertilization experiment in a mature beech forest on acid soil with moder-type humus. Nine years after the fertilization, the greatest alterations in the root systems and of the mycorrhization have been observed in the complete NPKCa treatments, which proved to be very efficient for the growth of the trees. Thin roots are all mycorrhizal but, compared with the control treatment, their total number per square meter is reduced to one half, and hairy mycorrhizae with abundant external mycelium are partly replaced by smooth ones. These results suggest that the new supply of nutrients following fertilization leads to a reduction of the density of exploration of soil by roots and mycorrhizae.

KEY-WORDS: *Fertilization* - *Ectomycorrhizae* - Fagus silvatica.

INTRODUCTION

L'apport d'engrais minéraux en forêt modifie tous les composants de l'écosystème, en particulier la microflore et la microfaune de l'humus. Dans un essai de fertilisation sur une hêtraie adulte dans le nord-est de la France (LE TACON & OSWALD, 1977), DIAGNE (1980) & GARBAYE *et al.* (1979) ont montré que les différents traitements avaient modifié la composition de la microfaune et la présence et l'abondance des fructifications des espèces de champignons supérieurs. Dans le même essai, nous avons alors étudié l'influence de la fertilisation sur les ectomycorhizes. En effet, MENGE *et al.* (1977) ont mis en évidence de tels effets dans une plantation de *Pinus taeda* aux États-Unis.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'essai de fertilisation a été installé en 1972 dans un peuplement comprenant 90 % de hêtre *(Fagus silvatica)* et 10 % de chêne rouvre *(Quercus petraea)* d'environ 90 ans issus d'une régénération naturelle. L'altitude est de 350 m et les précipitations totales de 950 mm. Le sol est de type brun ocreux à moder, développé sur grès à *Voltzia* du Trias. Dans l'horizon *A1*, la texture est sablo-limoneuse; pH 4,4; matière organique : 22,4 %; rapport *C/N* : 23; taux de saturation du complexe absorbant (*S/T*) : 7,5; P_2O_5 assimilable (méthode Duchaufour-Bonneau) : 0,04 ‰.

L'étude des mycorhizes a porté sur trois placeaux carrés de 0,25 ha ayant reçu par hectare les traitements suivants :

— *T* : témoins non traité.

— Ca : chaulage par apport de 1 500 kg de CaO sous forme de calcaire broyé.

— NPKCa : fertilisation complète par apport de 200 kg d'azote sous forme de nitrate d'ammonium (100 kg en 1972 et 100 kg en 1973; de 250 kg de P_2O_5 sous forme de scories; de 150 kg de K_2O sous forme de sulfate de potassium; de 1 500 kg de CaO dont 675 kg provenant de scories et 825 kg de calcaire broyé).

Les prélèvements en vue de l'étude des mycorhizes ont été effectués en mai 1981, soit 9 ans après la fertilisation. Dix points d'échantillonnage ont été définis dans chaque placeau, alignés selon la diagonale nord-ouest/sud-est. L'espacement moyen des points est de 5 m, certains étant déplacés sur la ligne afin d'être toujours à plus de 1,50 m de l'arbre le plus proche. Chaque point a fait l'objet de deux prélèvements grâce à une tarière tubulaire de 46 mm de diamètre et 30 cm de profondeur. Ces prélèvements, fractionnés par horizon, ont été stockés plusieurs mois à 4° C jusqu'à leur traitement au laboratoire.

L'un des échantillons, après lavage, a été observé dans l'eau à la loupe binoculaire. Pour être dénombrées, les ectomycorhizes ont été distribuées en cinq sous-groupes morphologiques simplifiés caractérisés par la structure externe du manteau et la structure du mycélium externe, d'après VOIRY (1981) :

— groupe *A* : manteau prosenchymateux lâche et mycélium externe abondant;

. sous-groupe *A1* : mycélium externe abondant mais non organisé, diffus,

. sous-groupe *A2* : mycélium externe agrégé en mèches ou en cordons plus ou moins compacts, irréguliers;

— groupe *B* : manteau plectenchymateux épais et dense; mycélium externe sous forme de rhizomorphes (cordons fins très compacts, très structurés et isodiamétriques);

— groupe *C* : manteau pseudoparenchymateux, très dense;

. sous-groupe *C1* : manteau lisse, sans excroissance ni mycélium frangeant,

. sous-groupe *C2* : manteau portant des excroissances de longueur finie, de formes très variables (soies, spinules).

Ont été comptés comme « mycorhize » tous les apex de racines courtes mycorhizées. Les mycorhizes ramifiées ont donc été comptées autant de fois qu'elles avaient d'apex. Ce procédé a été choisi de façon à donner une image de la capacité d'absorption du système racinaire.

Les mycorhizes mortes (molles, ridées), mais souvent difficiles à distinguer de façon sûre, ont également été comptées. Nos résultats intègrent donc dans une certaine mesure les variations saisonnières dans la population de mycorhizes. Les racines et les mycorhizes de hêtre et de chêne n'ont pas été différenciées et ont été traitées ensemble.

L'autre échantillon, après lavage et tri des racines, a été séché pendant 24 heures à 65° C en vue de la détermination du poids sec des racines.

RÉSULTATS

Le tableau I donne la répartition des horizons superficiels dans les carottes de sondage. On voit que la fertilisation a considérablement modifié les couches

superficielles du sol : le traitement Ca entraîne la disparition de l'horizon *H* et le traitement NPKCa la disparition de *F* et *H*, chaque fois compensée par une augmentation d'épaisseur de l'horizon *A1*. Dans tous les échantillons, le taux de mycorhization des racines courtes est de 100 %. Tous les apex sont donc mycorhizés.

TABLEAU I. — *Épaisseur en centimètres des horizons superficiels (jusqu'à 30 cm de profondeur, moyenne des 10 sondages par placeau).*

Traitement	*T*	Ca	NPKCa
Horizon *F*	2,7	2,4	—
Horizon *H*	2,5	—	—
Horizon *A1*	5,3	9	10,6
Horizon (*B*)	19,6	18,6	19,4

Le tableau II révèle que le nombre total d'apex mycorhizés diminue significativement avec le chaulage, et encore plus avec la fertilisation complète. Le poids de matière sèche de racines tend également à diminuer, mais de façon non significative. Le nombre d'apex par gramme de racines ne tend à diminuer que pour le traitement NPKCa.

TABLEAU II. — *Nombre d'apex mycorhizés et poids de matière sèche de racines dans 1 m² de sol sur 30 cm d'épaisseur (moyenne des 10 sondages par placeau). Dans une même ligne du tableau, les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement au risque de 0,05 (test de Student).*

Traitement	*T*	Ca	NPKCa
Nombre d'apex mycorhizés	$5{,}3.10^6$ (*a*)	$3{,}9.10^6$ (*b*)	$2{,}1.10^6$ (*c*)
Poids de matière sèche de racines (g)	973 (*a*)	758 (*a*)	665 (*a*)
Nombre d'apex par gramme de matière sèche de racines	$5{,}4.10^3$	$5{,}1.10^3$	$3{,}1.10^3$

Le tableau III montre que la densité d'apex mycorhizés (nombre par cm³ de sol) diminue fortement avec la profondeur et la fertilisation, surtout en ce qui concerne le traitement NPKCa.

TABLEAU III. — *Nombre d'apex mycorhizés par centimètre cube de sol dans les différents horizons (moyenne des 10 sondages par placeau).*

Traitement	*T*	Ca	NPKCa
Horizon *F*	43	33	—
Horizon *H*	46	—	—
Horizon *A1*	22	20	9
Horizon (*B*)	7	6	5

Sur le tableau IV on voit que la fertilisation modifie significativement les proportions respectives des différents sous-groupes morphologiques : en particulier, les sous-groupes *A2* et *C2* sont moins représentés dans le traitement NPKCa au bénéfice de *C1*. Quant à *B*, très rare dans nos échantillons, il est plus représenté

dans le traitement Ca. On remarque aussi que, quel que soit le traitement, les sous-groupes *C1* et *C2* sont très dominants et représentent toujours plus de 80 % du total des mycorhizes.

TABLEAU IV. — *Pourcentage des 5 sous-groupes morphologiques de mycorhizes par rapport à l'effectif total jusqu'à la profondeur de 30 cm (Dans une même ligne du tableau, les valeurs siuvies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 %. Le test de Student a été appliqué aux pourcentages transformés par la relation* $y = \arcsin \sqrt{x}$*).*

Traitement	*T*	Ca	NPKCa
Sous-groupe *A1*	14,8 (*a*)	4,5 (*a*)	10,2 (*a*)
Sous-groupe *A2*	0,5 (*a*)	2,1 (*a*)	0,05 (*b*)
Sous-groupe *B*	0,1 (*a*)	1,2 (*b*)	0 (*a*)
Sous-groupe *C1*	37,3 (*a*)	42 (*a*)	60 (*b*)
Sous-groupe *C2*	47,3 (*a*)	50 (*a*)	29,7 (*b*)

L'analyse des résultats complets, horizon par horizon, montre que, dans le cas des traitements *T* et Ca, seuls deux sous-groupes, *A1* et *C1*, sont influencés par la profondeur : *A1* est plus fréquent dans les horizons profonds, alors que c'est l'inverse pour *C1* (tableau V). En ce qui concerne le traitement NPKCa, les deux horizons présentent la même fréquence relative des différents sous-groupes morphologiques.

TABLEAU V. — *Pourcentage des sous-groupes morphologiques A1 et C1 par rapport à l'effectif total dans les différents horizons (moyenne des 10 sondages par placeau).*

	T		Ca		NPKCa	
Traitement	*A1*	*C1*	*A1*	*C1*	*A1*	*C1*
Horizon *F*	5	51	2	56	—	—
Horizon *H*	0,5	40	—	—	—	—
Horizon *A1*	7	43	1	41	9	59
Horizon (*B*).........	42	17	8	42	11	61

DISCUSSION

Ces observations ayant été faites 9 ans après l'épandage des engrais, il est probable que les populations d'ectomycorhizes que nous avons décrites sont maintenant stabilisées ou proches du nouvel équilibre. MENGE *et al.* (déjà cités) ont en effet observé un bouleversement rapide de la mycorhization de *Pinus taeda* de 11 ans au cours des six mois suivant la fertilisation, puis un retour à l'équilibre initial dès la deuxième année. Nous sommes donc probablement ici en présence de changements durables et profonds de la mycorhization du peuplement étudié sous l'effet des engrais.

Le chaulage seul n'a pas eu d'effet très marqué. On note cependant, par rapport au témoin, une diminution du nombre total d'apex (tous mycorhizés, rappelons-le), sans changement dans le nombre d'apex rapporté au poids de racines. On remarque également une diminution de la densité d'apex dans l'horizon *F*, et l'apparition de mycorhizes appartenant au sous-groupe *B* (mycorhizes à rhizomorphes dues à des

boletales ou à des gastéromycètes, VOIRY, 1981), mais en très petit nombre. Le traitement complet NPKCa a eu des effets beaucoup plus variés et plus marqués. On remarque d'abord, par rapport au témoin, une diminution de moitié du nombre total de mycorhizes par mètre carré dans les 30 premiers centimètres du sol, ainsi qu'une diminution du nombre de mycorhizes rapporté au poids de racines et une forte diminution de la densité de mycorhizes dans l'horizon *A1*. Cette baisse quantitative de l'occupation du sol par les systèmes racinaires est accompagnée d'une profonde modification qualitative dans la morphologie des mycorhizes : le sous-groupe *C2* (représenté à plus de 90 % par la mycorhize noire typique de *Cenococcum graniforme*, VOIRY, 1981) dominant dans le témoin, est en grande partie remplacé par *C1* (mycorhizes lisses et très ramifiées essentiellement dues à des lactaires, VOIRY, 1981). Quant au sous-groupe *A2*, déjà peu représenté dans le témoin, il disparaît presque entièrement.

Si nous admettons l'hypothèse selon laquelle les mycorhizes à mycélium externe abondant (*A1*, *A2*, *B*, et certaines du sous-groupe *C2*, telles justement celles dues à *Cenococcum graniforme*) seraient plus efficaces pour la nutrition des arbres, du fait de leur meilleure exploration du sol, que les mycorhizes lisses du sous-groupe *C1* (BOWEN, 1973; BLAISE, 1982; VOIRY, 1981), on voit que tout se passe comme si le peuplement forestier s'adaptait à la plus grande richesse minérale du sol consécutive à la fertilisation en restreignant l'ampleur et l'efficacité de ses systèmes racinaires. Les arbres du traitement complet NPKCa semblent en effet moins bien équipés que ceux du témoin pour tirer parti d'un sol pauvre. Le nouveau système fertilisé a cependant un rendement global supérieur, puisque l'effet de la fertilisation est très sensible sur la production du hêtre : gain de 30 % par rapport au témoin sur l'accroissement en surface terrière des hêtres pendant les 6 années ayant suivi l'application des engrais (LE TACON & OSWALD, communication personnelle).

L'interprétation biologique de l'effet de la fertilisation sur l'amélioration de la nutrition minérale et de la croissance des arbres doit donc tenir compte non seulement de l'enrichissement du sol, mais aussi des modifications de l'appareil absorbant.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce à l'ATP « Fonctionnement des Écosystèmes forestiers » du CNRS.

BIBLIOGRAPHIE

BLAISE T., 1982. — *Effets de la fertilisation minérale sur les mycorhizes d'une hêtraie en Basses-Vosges.* Mémoire de fin d'études, I. S. I. Gembloux (Belgique).

BOWEN G. D., 1973. — Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In: G. S. MARKS & T. T. KOSLOWSKI eds., *Ectomycorrhizae*, Academic Press, 151-197.

DIAGNE A., 1980. — *Étude des transformations d'un sol brun ocreux à moder après fertilisation minérale.* DEA d'agroécopédologie, Univ. Nancy I.

GARBAYE J., KABRE A., LE TACON F., MOUSAIN D. & PIOU D., 1979. — Fertilisation minérale et fructification des champignons supérieurs en hêtraie. *Ann. Sci. Forest.*, **36** (2), 151-164.

LE TACON F., & OSWALD H., 1977. — Influence de la fertilisation minérale sur la fructification du hêtre *(Fagus silvatica)*. *Ann. Sci. Forest.*, **34** (2), 89-109.

MENGE J. A., GRAND L. F. & HAINES L. W., 1977. — The effect of fertilization on growth and mycorrhizae number in 11 years old loblolly pine plantations. *Forest Science*, **23** (1), 37-44.

VOIRY H., 1981. — Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *European Journal of Forest Pathology*, **11** (5/6), 284-299.